

玉竹复合体的分类研究

汪劲武 杨继 李懋学

(北京大学生物系,北京)

摘要 本文从形态学和细胞学角度对玉竹 *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce 的不同类型进行了研究,并运用形象化散点图和柱状图方法,对不同特征变异的幅度和相关性进行了分析。结果表明: 玉竹的有棱类型与无棱类型之间存在稳定的相关变异,前者茎有棱,叶背面光滑,雄蕊着生在花冠筒的中部或稍偏下; 后者茎无棱,叶下面脉上有突起,雄蕊着生在花冠筒中部偏上。它们在染色体基数和染色体形态特征上也表现明显的差异。因而笔者建议把玉竹的有棱类型与无棱类型划分开来,独立成种,并恢复春水玉竹 *Polygonatum simizui* Kitag. 的分类地位。

关键词 玉竹;形态变异;核型;分类

我们在历次野外工作中,发现玉竹形态变异很大,并在玉竹及其近缘种之间有一些过渡类型存在,因而对其种的范围产生疑问。《中国植物志》15 卷^[1]的作者在玉竹的记述中写到:“本种广布于欧亚大陆的温带,变异甚大,叶下面脉上和花丝均可平滑至乳头状突起,不同的作者,对不同类型曾给予不同等级的名称。由于对它的变异规律尚未十分掌握,我们在植物志中,对它的种下等级不再细分。”针对以上问题,我们在进行野外调查的同时,查阅了大量标本和文献,对其变异类型进行逐一的分析比较,并进行了相应的细胞学研究,以期找出各变异特征间的联系。本文是研究的初步结果。

材 料 和 方 法

实验材料包括腊叶标本和新鲜材料两部分。腊叶标本以北京大学植物标本室所藏标本为主,同时参阅了中国科学院植物研究所和北京师范大学植物标本室的标本(见标本引证)。新鲜材料采自北京金山、山东益都和河北青龙,用于进行细胞学观察。凭证标本见附录。

取野生植株根尖,用对二氯苯饱和水溶液处理约 4 小时,卡诺固定液固定,1 mol/L 盐酸解离 10—20 分钟,卡宝品红染色和压片。染色体计数依据 30—50 个细胞,核型分析取 5 个细胞的平均值。

选取有关类群具花标本 90 分,测量若干性状上的数量变异,用形象化散点图 (pictorialized scatter diagram) 和柱状图 (histogram) 方法,分析性状间变异的相关性,确定各类群的划分界限,据此进行分析讨论。

观 察 结 果

1. 植物形态比较观察

常见玉竹的茎通常有纵棱,叶背面光滑,雄蕊着生在花冠筒的中部或稍偏下。但我们

从山东益都采回的玉竹标本,其茎为圆柱形而无纵棱,叶下面脉上具小突起,雄蕊着生在花冠筒的中部偏上。根据我们对大量标本的考察,上述三种差异在相当大部分植株中存在,并发现这三种变异有一定的相关性,尤其是雄蕊着生位置偏上和茎圆柱形这两个特征,几乎总是同时出现,而叶下面脉上的突起则有数量多少的变异。除此以外,我们还对叶片数目、花梗长度和花的数目等特征进行了考察,发现随雄蕊着生位置、茎的形状以及叶下表面特征的改变,不同个体的叶片数目、花梗长度和花的数目也表现一定趋势的变异,那些茎无棱、叶下面脉上具突起、雄蕊着生位置偏上的植株,往往比标准玉竹具更多的叶片,其花梗长度有些与玉竹接近,有些则较标准玉竹为长,而更接近热河黄精 *Polygonatum macropodium* Turcz., 在花的数目上也表现同样的趋势。因而造成玉竹和热河黄精之间连续过渡的现象。为明确起见,我们将热河黄精、玉竹及其变异类型的有关特征列于表 1。

表 1 有关类群形态特征比较

Tab. 1 Morphological comparison of relative taxa

特征 Characteristics 分类群 Taxa	<i>P. odoratum</i> (Mill.)Druce [I]	<i>P. odoratum</i> (Mill.) Druce [II]	<i>P. macropodium</i> Turcz.
茎的形状 Shape of stem	有纵棱 angled	圆柱形 无纵棱 terete	圆柱形 无纵棱 terete
叶下面脉上有无小突起 Whether minutely puberulent on the veins beneath or not	无 absent	有 present	无 absent
雄蕊在花冠筒上的着生位置 Position of stamen adnate to tube	中部或稍偏下 in the middle part or a little low	中部偏上 above the middle part	中部偏下 below the middle part
叶片数目 Number of leaves	6—10(12)	(6)8—23	11—32
总花梗和花梗的长度 Length of peduncle	6—16	(6)8—30	30—75
花的数目 Number of flowers	每叶腋 1 朵花,少为 2 花 one flower in each axil, rarely two	每叶腋多为 2 朵花 mostly two flowers in each axil	每叶腋具 5 朵花以上 five or more flowers in each axil

2. 细胞学特征

在对外部形态进行比较观察的基础上,我们对热河黄精、玉竹及其变异类型的核型进行了研究。图版 1 显示了三类群的染色体数目和形态,核型模式图见图 1—3,表 2 是三类群核型特征的比较。

从表 2,图 1—3 及图版 1 可以看出: 热河黄精、玉竹及玉竹变异类型三者在核型特征上存在明显差异。首先是染色体数目,热河黄精 $2n = 22$, 比较恒定,在我们所观察的细胞中,尚未发现有整倍或非整倍性变异;玉竹染色体为 $2n = 20$, 而玉竹的变异类型为



图 1-3 有关类群的核型模式图

Fig. 1-3 Idiograms of the taxa under discussion

1. *P. odoratum* (Mill.) Druce [I]*; 2. *P. odoratum* (Mill.) Druce [II]*;
3. *P. macropodium* Turcz.

* I 和 II 分别代表玉竹的不同类型, 详见表 1。

I and II represent the different types of *P. odoratum* refer Tab. 1 in detail.

表 2 有关类群核型的比较

Tab. 2 A comparison of karyotypes of relative taxa

特 征 Characteristics	分类群 Taxa	<i>P. odoratum</i> (Mill.) Druce [I]	<i>P. odoratum</i> (Mill.) Druce [II]	<i>P. macropodium</i> Turcz.
核型公式 Karyotypic formula		$2n = 20 = 12 m + 8 sm$ (2 SAT)	$2n = 18 = 8 m(2 SAT)$ + $8 sm + 2 st$	$2n = 22 = 10 m(2 SAT)$ + $8 sm(2 SAT) + 4 st$
最长染色体/最短染色体 Longest chromosome/ shortest		2.45	2.92	2.60
臂比>2 的染色体比例 Proportion of chromosomes with arm ratio>2		0.20	0.44	0.27
核型类型 Karyotypic type		2B	2B	2B
核型不对称系数 Index of the karyotypic asymmetry		60.45	66.06	63.96
二型性程度 Degree of bimoda		不明显 indistinctly	明 显 distinctly	明 显 distinctly

$2n = 18$ 。在确定染色体数目时, 我们依据 30—50 个细胞, 并尽可能地观察了来自不同地区、不同居群的材料, 结果是一致的。结合对现有资料^[2,4,5,9]的分析, 我们认为: 以上所报道的染色体数目, 反映了三类群染色体基数上的差异, 而非居群间的变异。比较它们的核型对称性可见, 玉竹核型的对称性较高, 其核型全由中部和近中部着丝点染色体组成, 且染色体长度是连续递减的, 不显示二型性特征, 而玉竹的变异类型和热河黄精都表现一定程度的二型性。

在核型特征上, 看不出玉竹与其变异类型有明显的联系, 相反倒存在一些稳定而显著的差异。从这一点看, 不支持把玉竹及其变异类型划分在同一类群中, 至于它们外部形态的相似, 可能要从多方面加以考虑。Therman (1953) 曾用 $2n = 18$ 的多花黄精 *P. multi-*

florum (L.) All. 与 $2n = 20$ 的玉竹杂交, 得到了 $2n = 18$ 的能育个体, 并据欧洲植物志^[9]记载, 这种个体在外部形态上都介于父母本之间。这一事实无疑为我们探索玉竹变异类型的起源, 搞清不同类群间的联系指明了一个方向。即便不是如此, 而假设 $2n = 18$ 是由玉竹染色体组 ($2n = 20$) 经过非整倍性变异而形成, 那么这种染色体数目与结构的变异显然与它们所表现出的形态差异有密切联系, 导致了物种的分化, 因而在分类过程中应该将它们区别对待。

3. 形态变异的定量分析

图 4 是根据 E. Anderson^[3] 的方法作出的形象化散点图, 图中以雄蕊在花冠筒上着生位置到花冠筒基部的距离与花冠筒全长之比为纵坐标, 以每份标本花梗与总花梗的长度之和为横坐标, 取每份标本的数据, 在图上作出圆点。圆点上方的箭头表示该标本叶背面脉上是否有突起, 圆点下方左右斜臂的有无分别表示该标本花的数目和叶片数目; 涂黑的圆点代表茎有棱, 空心圆点表示茎圆柱形, 无纵棱 (具体见图 4 图例)。根据性状变异的相关程度, 大致将图 4 划分成 I[O]、II[S] 和 III[M] 3 块。其中 III[M] 全由茎无棱、叶下面光滑、叶片多于 10、每叶腋具 3 朵以上花的个体所组成, 其花梗和总花梗较长, 二者之和普遍大于 30, 而雄蕊着生在花冠筒的中部偏下。对照植物志^[1]的描述可知, 这一块代表了典型的热河黄精。此类群特征变异的相关性明显, 与其它二类群穿插也少, 因而容易区分。

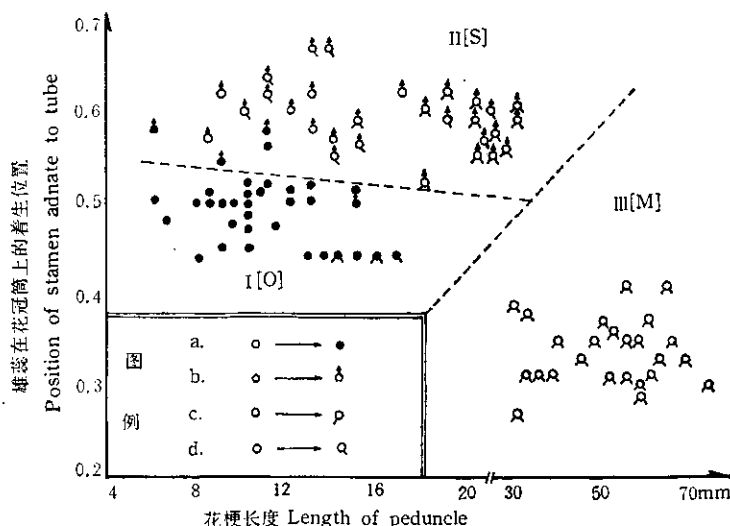


图 4 90 份玉竹、玉竹变异类型和热河黄精标本的形象化散点图示 6 个特征变量的相互关系

Fig. 4 Pictorialized scatter diagram of 90 specimens of *P. odoratum*

I *P. odoratum* II and *P. macropodium*, showing interrelationships of six variables.

- 茎圆柱形 → 茎有纵棱。Stem terete → angled.
- 叶背面光滑 → 叶背面脉上有突起。Leaves glabrous beneath → minutely puberulent on the veins beneath.
- 叶数少于 10 → 10 或 10 片以上。Number of leaves < 10 → ≥ 10 .
- 每个叶腋 1 朵花 → 每个叶腋数朵花。Flowers solitary on axillary peduncles → several on axillary peduncles.

I[O] 中的个体多数茎有棱, 叶下面光滑, 每个叶腋一朵花, 但也夹杂少量叶下面脉上具突起或每个叶腋具 2 朵花的个体。II[S] 主要由叶下面脉上具突起的个体组成, 此类群变异类型较多, 变异范围也较大, 其叶片数目有的少于 10, 有的多于 10; 每个叶腋多为 2 朵花, 但也有单花或 3 朵花以上的个体; 比较一致的特征是, 它们的茎都为圆柱形, 没有纵棱, 而其叶片下面的脉上多少有突起。尽管在 I[O] 和 II[S] 中存在相互穿插的个体, 但它们在纵坐标代表的数量性状上还是能彼此区分的。柱状图(图 5) 反映纵坐标各水平上标本出现的频率, 从中可以明显地看到 3 个高峰。如果将 I[O] 和 II[S] 中的个体暂且按茎上有棱与无棱相区别, 那么对照图 4 可知, 指数 0.45—0.50 处的高峰代表有棱类型, 而指数 0.55—0.60 处的高峰代表的是无棱类型, 两者之间有少量重叠。这里所用的指数是雄蕊花丝基部到花冠筒基部的距离与花冠筒全长之比值, 因而在这一指数水准上峰值位置的差异, 实际反映了玉竹有棱类型与无棱类型在雄蕊着生位置上的差异, 前者雄蕊着生在花冠筒的中部或稍偏下(0.44—0.52), 而后者着生在花冠筒的中部偏上(>0.55) (如图 6 所示)。这一特征在我们检查的绝大多数标本中得到验证, 并经统计检验证明, 其 95% 置信区间彼此间断(图 7) 确实存在显著差异 ($P < 0.05$), 因而可作为一区别特征。至于 I[O] 和 II[S] 在散点图横坐标上的区别, 不如纵坐标上的差异那么明显(图 8), 原因在于玉竹无棱类型在花梗长度这一特征上变异范围较大, 从 6 mm—30 mm 都有, 因而没有明显的高峰。这一特征也是引起与热河黄精相混杂的因素之一。

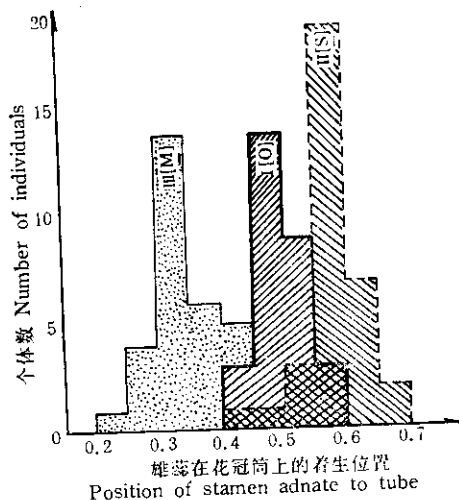


图 5 交叉阴影线柱状图示 90 份标本在雄蕊着生位置指数上的频率分布

Fig. 5 Cross-hatched histogram showing the frequency distribution of 90 specimens on the index of the position of stamen adnate to tube.

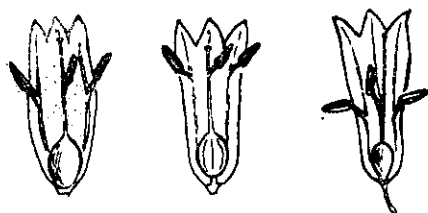


图 6 花解剖结构示意图(示雄蕊的着生位置)

Fig. 6 Diagram showing the position of stamen adnate to tube.

1. *P. odoratum* (Mill.) Druce[I];
2. *P. odoratum* (Mill.) Druce[II];
3. *P. macropodium* Turcz.

讨 论

玉竹的有棱与无棱两种类型, 在外部形态和地理分布上都有一定程度的相似, 而在另一些特征上又存在明显的差异, 它们之间连续变异的个体, 往往给分类带来困难, 因而对它们的分类处理也不统一。我们在查阅标本时看到, 汪发纛和唐进二教授曾对叶片背面有突起的个体进行过研究, 并根据突起的形状和分布确定了两个变种 *P. odoratum* var.

puberulum Wang et Tang (未发表)和 *P. odoratum* var. *scabrum* Wang et Tang (未发表), 前者突起小圆丘状, 分布于整个叶背面; 后者突起为小刺状, 仅限于叶背面脉上分布。我们检查了这两个变种雄蕊在花冠筒上的着生位置, 均在中部偏上, 与我们在山东、北京等地采的有关标本相一致。另外在查阅文献时我们发现, 日本学者北川政夫 (Kitagawa) 1948 年曾根据辽宁千山所采标本发表一新种——春水玉竹 *P. simizui* Kitag, 其拉丁描述指出: 本种与玉竹的主要不同在于茎圆柱形, 叶较多、较薄, 花较小等; 并提到其雄蕊着生在花冠筒从基部向上 3/4 处。这些特征基本与玉竹的无棱类型相符合。

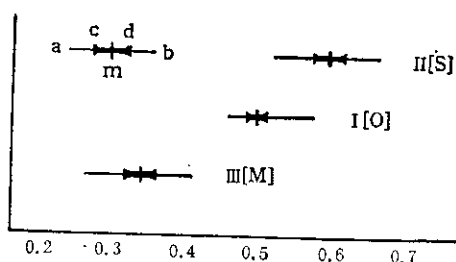


图7 雄蕊着生位置指数的 95% 置信区间(示各类群间的统计差异)

Fig. 7 95% confidence limits of index of the position of stamen adnate to tube showing the statistic differences between the taxa under discussion

ab 段示性状变异幅度; cd 段为标准偏差; m 为平均值。The line between a—b represents the variability range of characteristics; The segment c—d represents standard deviation; m is mean.

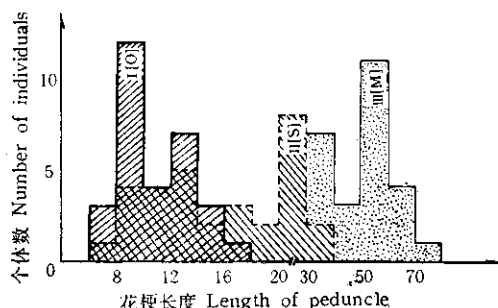


图8 表示各类群花梗长度变化范围的柱状图

Fig. 8 Histogram showing variations in length of peduncle of the taxa under discussion

无棱类型与玉竹的标准类型划分开来, 独立成种, 其典型特征是: 茎无棱, 叶下面脉上多有突起, 雄蕊着生在花冠筒的中部偏上。其地理分布区域及生境与玉竹相近似, 但有自己的居群, 两者很少混杂。根据文献考证的结果, 我们认为: Kitagawa (1948) 定名的春水玉竹, 实际就是玉竹的无棱类型, 因此建议恢复春水玉竹的分类地位, 作为与玉竹并立的种。

1. 茎有棱; 雄蕊着生在花冠筒的中部或稍偏下; 花梗较短。……………玉竹 *P. odoratum* (Mill.) Druce
1. 茎无棱; 雄蕊着生在花冠筒的中部偏上或偏下, 不在中部。……………春水玉竹 *P. simizui* Kitag.
2. 叶背面脉上有突起; 雄蕊着生在花冠筒中部偏上。……………热河黄精 *P. macropodium* Turcz.
2. 叶背面光滑, 脉上没有突起; 雄蕊着生在花冠筒中部偏下。……………

1. 玉竹

Polygonatum odoratum (Mill.) Druce in Ann. Scott. Nat. Hist. 226. 1906. — *Convallaria polygonatum* L. Sp. Pl. ed. 1, 315. 1753. — *C. odorata* Mill. Gard Dict. Abridg. ed. 8, Convallaria no. 4, 1768, ut "odorato". — *Polygonatum officinale* All. Fl. Pedem 1:131. 1758.

黑龙江: 萨尔图, 李博 001。河北: 小五台山, 吴韞珍和杨承元 37475; 北戴河, Cowdry 24; 雾灵山, 北师大实习队 803-173。北京: 密云坡头, 北师大实习队 2260; 喇叭沟门孙栅子, 北师大实习队 8071; 金山, 汪劲武 0557、0558、0866, 慕为君 37; 北京农业试验场, 崔克昌 1; 北京万牲园, P.S. Chang 552; 天然博物院, 王绍等 36, 刘杏影 26; 北京, 北师大实习队 68, 无采集人名 5901。

2. 春水玉竹

Polygonatum simizui Kitag. in Journ. Jap. Bot. 22:176. 1948. Fl. Reip. Pop. Sin. 15:61. 1978 (pro. syn.).

陕西: 太白山红河, 王作宾 6490。甘肃: 南县, 何业琪 3553; 武山老君山, 黄河队 4181; 小陇山, 黄河队 3831; 岷县二郎山, 洮河队 3236; 洮河边, J. F. Rock 12241。青海: 无采集人名 00082。四川: 茂汶较场区, 茂汶组 2922; 城口, 无采集人名 83087。山东: 益都, 李丽霞 0847。河北: 小五台山, 王文采 2126; 无采集人名 890; 涞源寺, 刘继孟 2176; 西陵官坐岭, 刘继孟 2104; 武安梁沟, 关克俭 4。北京: 金山, 汪劲武 8477、37; 妙峰山滴水岩, 无采集人名 30236; 妙峰山, 周汉藩 40235, 汪发绩 20114。

3. 热河黄精

Polygonatum macropodium Turcz. in Bull. Soc. Nat. Mosc. 5:205. 1832. — *P. umbellatum* Baker in Journ. Linn. Soc. Bot. 14:553. 1875.

山东: 崂山, 山东野生植物普查队 1531、1124。山西: 老方山, 包士英 1442。河北: 雾灵山, 无采集人名 15186; 小五台山, 杨朝广 1555; 无采集人名 10354; 兴隆山, 刘瑛 15186; 东陵, 刘继孟 280; 西陵官坐岭, 无采集人名 0235; 易县, 无采集人名无号; 东陵破城子, 无采集人名 55; 内邱小岭底, 刘瑛 13829; 内邱石恶口, 刘鑫源 261。北京: 上方山, 汤彦承 62; 南口, 周汉藩 40449; 潭柘寺, 无采集人名 1091; 妙峰山南坡, 无采集人名 1765; 妙峰山涧沟东坨, 李安仁等 70; 金山, 包士英 16。

附录 (Appendix): 材料来源 (origin of materials)

玉竹 *P. odoratum* (Mill.) Druce, 河北 (Hebei): 青龙 (Qinglong), 老岭, 海拔 1000 m, 林下, 1985 年 9 月, 汪劲武等 C-1003。

春水玉竹 *P. simizui* Kitag., 山东 (Shandong): 益都 (Yidu), 海拔 400 m, 林下, 1984 年 7 月, 李丽霞 0847。

热河黄精 *P. macropodium* Turcz., 北京 (Beijing): 金山 (Jinshan), 海拔 550 m, 山坡, 1985 年 6 月, 汪劲武 C-1001。

凭证标本存北京大学植物标本室 (The vouchers are conserved in PU)

参 考 文 献

- [1] 汪发绩等, 1978: 中国植物志, 科学出版社, 15: 61—62。
- [2] Abramova, L.I., 1975: On the taxonomical structure of the genus *Polygonatum* Mill., *Бот. Журн.*, 60(4): 490—497.
- [3] Anderson, E., 1949: *Introgressive hybridization*, New York, Wiley and Sons.
- [4] Federov, A., 1969: Chromosome number of flowering plants, *Acad. Sci. USSR. Komarov Botanical Institute, Leningard*.
- [5] Krasnikova, S. A. et al., 1983: Chromosome numbets of some plant species from the south of Siberia, *Бот. Журн.* 68(6): 817—835.
- [6] Tanaka, N. et al., 1974: Behavior of the differentially stained kinetochores during the meiotic cell cycle in some *Polygonatum*, *Cytologia*, 42: 765—775.
- [7] Therman, E., 1953: Chromosomal evolution in the genus *Polygonatum*, *Hereditas*, 39: 277—288.
- [8] ———, 1956: Cytotaxonomy of the tribe Poygonateae, *Amer. J. Bot.* 43: 134—142.
- [9] Tutin, T. G. et al., 1980: *Flora Europaea*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, London.

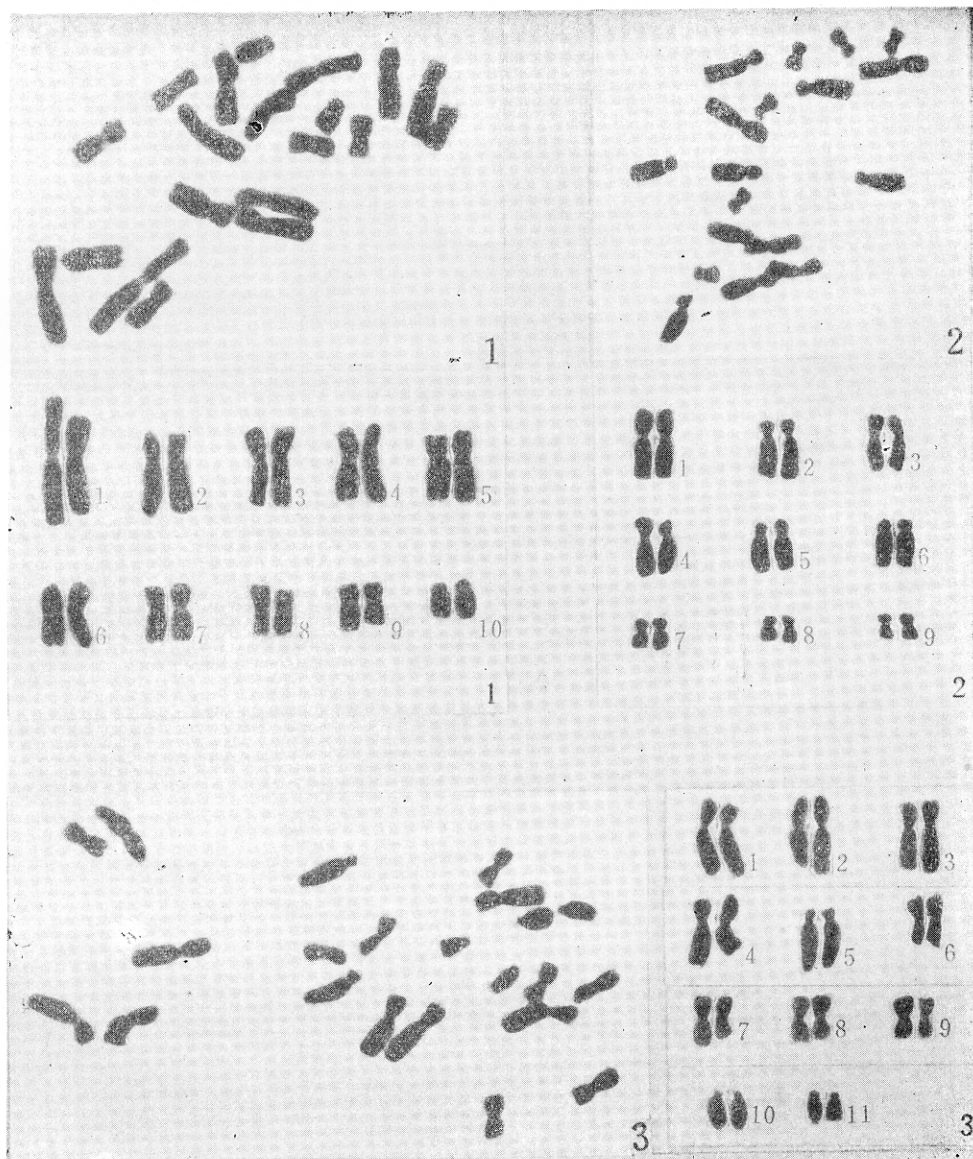
TAXONOMIC STUDY ON *POLYGONATUM ODORATUM* COMPLEX

WANG JIN-WU YANG JI LI MAO-XUE

(Department of Biology, Peking University, Beijing)

Abstract This paper deals with the morphological and cytological variation in various forms of *P. odoratum* complex. A quantitative analysis on the correlation between some diagnostic characteristics was also made with pictorialized scatter diagram and histogram. The results show that the presence or absence of angles on stems is closely correlated with smooth or verrucate lower surface of leaves and the position of stamens (above or below the middle). With chromosome numbers, they have $2n=18$ and $2n=20$ respectively. It is suggested to treat them as two distinct species and restore *P. simizui* Kitag as species status.

Key words *P. odoratum*: Morphological variation; Karyotype; Taxonomy



黄精属 3 个种的核型 Karyotypes of 3 species of *Polygonatum*

1. *P. odoratum* (Mill.) Druce [I]; 2. *P. odoratum* (Mill.) Druce [II]; 3. *P. macropodium* Turcz.